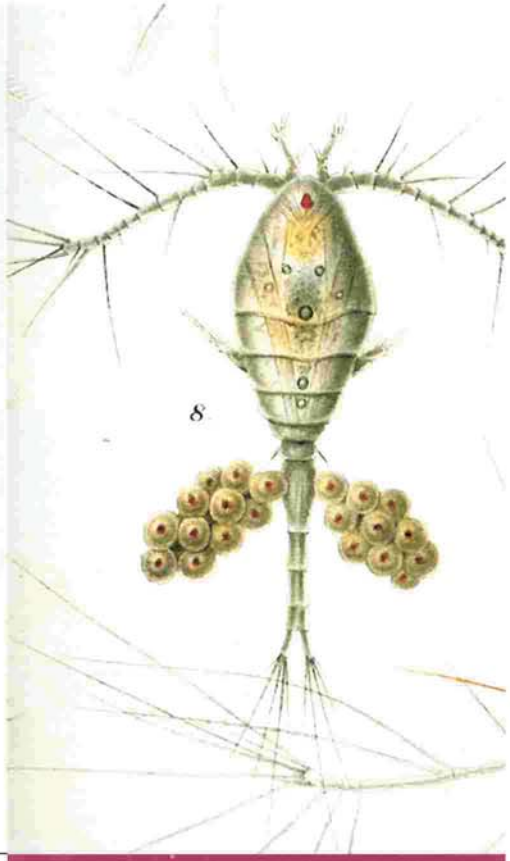
George Fransz

Roeipootkreeftjes vormen een van de belangrijkste voedselbronnen van de vissen in de Noordzee. Daarom kunnen klimaatveranderingen enorme gevolgen hebben voor de visserij.

De betekenis van roeipootkreeftjes en klimaatsverandering voor de visproductie

Roeipootkreeftjes in de Noordzee

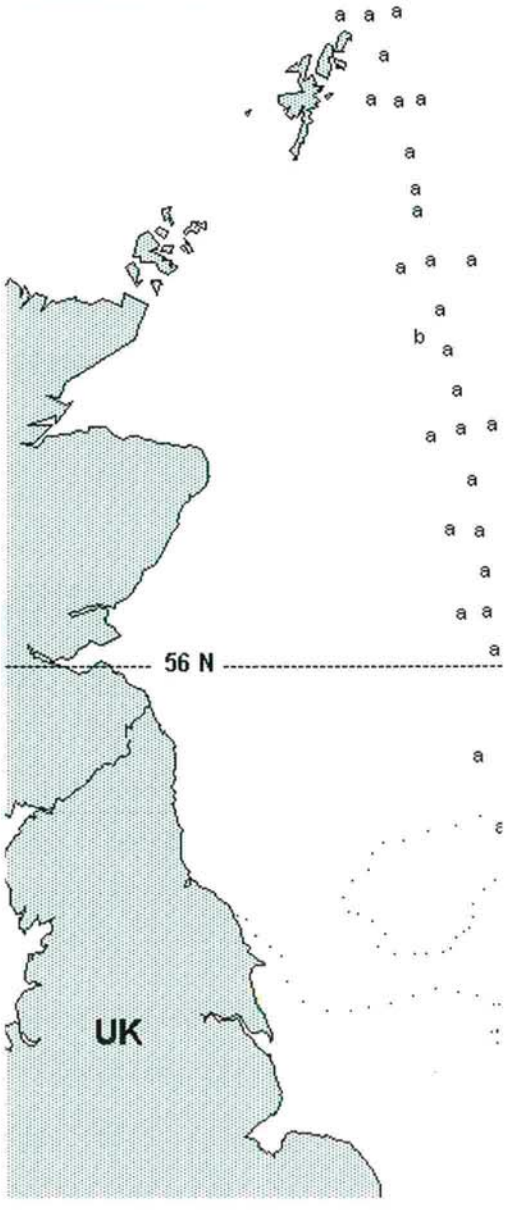


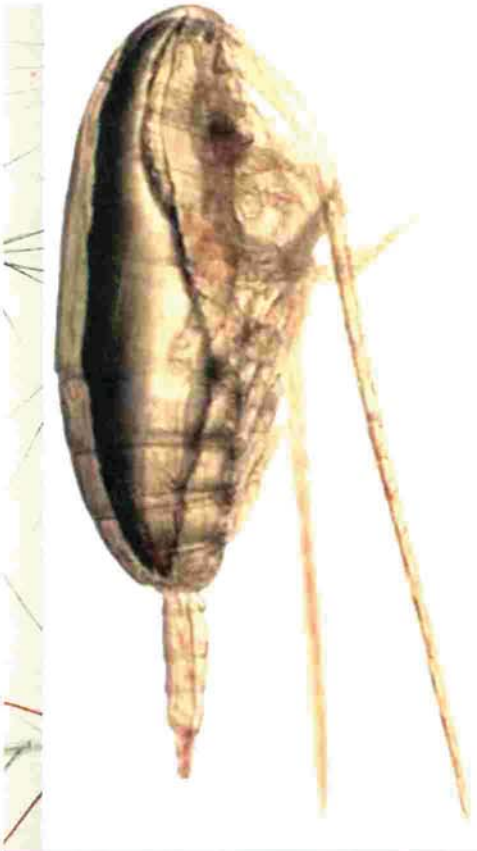
Adult wijfje van *Oithona similis* met eizakjes. Lengte: 1 mm NAAR EEN LITHO VAN W. GIESBRECHT
Rechtsboven: overwinterend subadult stadium van *Calanus finmarchicus* met gevulde oliezak. Lengte: 2 á 3 mm FOTO: TASC PROGRAMMA (TRANS

De bezorgdheid over afnemende aantallen vissen, vogels en zoogdieren in zee neemt toe. Wordt die afname alleen veroorzaakt door overbevissing, vervuiling en eutrofiëring of speelt ook klimaatsverandering een rol? Natuurlijke cyclische processen in de interactie tussen oceaan en atmosfeer leiden tot meerjarige cycli in de watercirculatie en de warmteverdeling van oceanen en hun randzeeën. Bekend zijn El Niño van de Grote Oceaan en de periodieke veranderingen in de Atlantische Oceaan door de Noord-Atlantische Oscillatie (NAO). Deze klimatologische variatie beïnvloedt de verspreiding en de groei van algen en dieren. Het belang hiervan voor de ecologie van kustzeeën zoals de Noordzee wordt waarschijnlijk onderschat. Periodieke klimaatsverandering en ook temperatuursverhoging door het broeikaseffect kunnen de aantallen en diversiteit van de grotere dieren in enkele jaren veranderen door het verbreken of herstellen van voedselketens. Dit artikel licht dit toe voor de Noordzee met speciale aandacht voor de bijzondere rol van roeipootkreeftjes (copepoden).

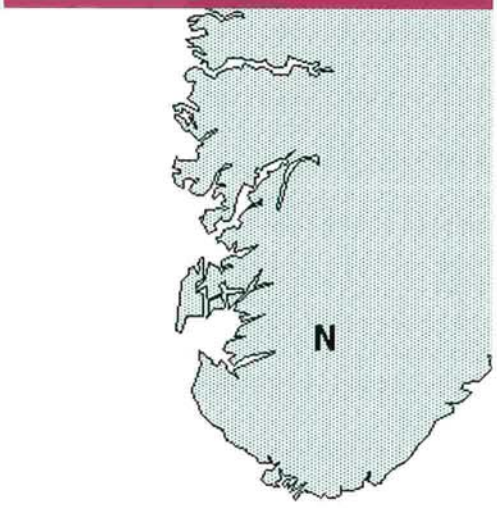
DE ZEE, EEN PELAGISCH SYSTEEM

Het ecologische welzijn van de zee wordt in Nederland vaak afgemeten aan de aantallen zeehonden en vogels in de Waddenzee. Zoals alle aantallen carnivoren worden die in de eerste plaats bepaald door de beschikbaarheid van dierlijke voedselorganismen van de juiste grootte. In de Waddenzee consumeren schelpdieren en wormen het grootste deel van de op de bodem levende en in het water zwevende eencellige algen. Die dieren vormen het hoofdvoedsel voor vogels en bodemvis. Platvis is weer een belangrijke voedselbron voor de zeehond. Deze bodemgerichte voedselketen is typisch voor zeer ondiepe en ingesloten kustzeeën. In praktisch al het zoute water op aarde overheersen echter de voedselketens van de waterkolom, het pelagiaal. Zo ook in de Noordzee.
De gewervelde dieren in de Noordzee bestaan vooral uit rondvis als Haring, Makreel en Kabeljauw. Grote vissen eten vooral kleine vis, maar jonge groeistadia en de volwassenen van kleine soorten eten dierlijk plankton. Van de elf beviste soorten is het totale vangstgewicht voor zestig procent afkomstig van slechts drie relatief kleine soorten: Haring, Noorse kabeljauw en Zandspiering [Daan et al, 1990]. Hoewel het aandeel planktivore vis schommelingen vertoont, verloopt de voedselstroom naar geëxploiteerde stadia van vis voor 70 tot 90 procent via zoöplankton [Jones, 1984]. De betekenis van dit zoöplankton als voedselbron voor gewervelde carnivoren in de Noordzee is dezelfde als die van de schelpdieren en wormen voor de carnivoren in de Waddenzee. Dat is vooral zo wanneer deze diertjes zelf algen eten en door vissen worden gegeten. Een langere voedselketen heeft weinig betekenis voor de visproductie. Het gaat hier dus om het herbivore en omnivore zoöplankton.
De Noordzee vormt geen ecologische eenheid. Er zijn twee hoofdgebieden: het minder dan veertig meter diepe zuidelijke deel





TLANTIC STUDY OF *CALANUS FINMARCHICUS*)
Onder figuur 1: Op de kaart van de Noordzee zijn
e bemonsteringsstations aangegeven:
) in 1991 en (b) 1994. Met stippellijnen is de grens
an 40 meter diepte gemarkeerd.



met de naar het noorden lopende kustzones en het diepere centrale en noordelijke deel. Het diepteverschil en de herkomst van de heersende waterstroming uit het Kanaal in het zuiden en de Atlantische Oceaan in het noorden zorgen voor een groot verschil in planktonsamenstelling. De overgang van deze systemen komt geografisch ongeveer overeen met de dieptelijn van 40 m (zie linksonder figuur 1).

HET ZUIDELIJKE PELAGISCHE SYSTEEM

In het ondiepe deel is een continue aanvoer van voedingsstoffen uit rivieren en uit de bodem. Het kent hoge pieken en jaartotalen in algenproductie en een breed groeiseizoen, dat al in februari begint en doorgaat tot in de winter. Er ontwikkelen zich al vroeg in het jaar snelgroeiende kleine zoöplanktonsoorten, die drie tot vier generaties vormen en in lage aantallen actief kunnen overwinteren. Het roeipootkreeftje *Temora longicornis* (O.F. Müller, 1785) speelt hierbij een hoofdrol. Rusteieren in de bodem dragen bij aan de continuïteit. Snelle groei en hoge eiproductie compenseren een hoge sterfte door carnivoren (kwalletjes, pijlwormen, vislarven, etcetera). De hoge jaarproductie van algen zorgt voor een hoge zoöplanktondichtheid met een relatief groot aandeel van ongewervelde carnivoren. De voedselketens in het plankton zijn lang en de pelagische visproductie is daarom relatief laag. Het gebied is echter wel van belang als kraamkamer voor vislarven en daarmee voor de rekrutering van pelagische vispopulaties.

HET NOORDELIJKE PELAGISCHE SYSTEEM

Het diepere deel is in de zomer gelaagd; het warmere oppervlaktewater is goed afgescheiden van het koudere bodemwater door een temperatuur-spronglaag tussen 20 en 50 meter. In de bovenste laag raken de voedingsstoffen spoedig opgebruikt door de algen en er is weinig aanvoer uit het diepere water mogelijk. De algenproductie kent hierdoor een sterke seizoensvariatie. De productie begint pas na de inzet van de gelaagdheid in april, die de algen 'gevangen' houdt in het goed doorlichte oppervlaktewater. De spronglaag voorkomt dat ze meegevoerd worden naar het diepere water waar te weinig licht is voor hun groei. De eerste en grootste algenbloei bestaat uit kiezelalgen (diatomeeën) en duurt maar enkele weken. Daarna volgt een langere periode met langzamer groeiende en minder eetbare algen met zweepharen (flagellaten). De gelaagdheid verdwijnt door stormen en afkoeling in de herfst en daarmee is ook de algengroei voorbij.

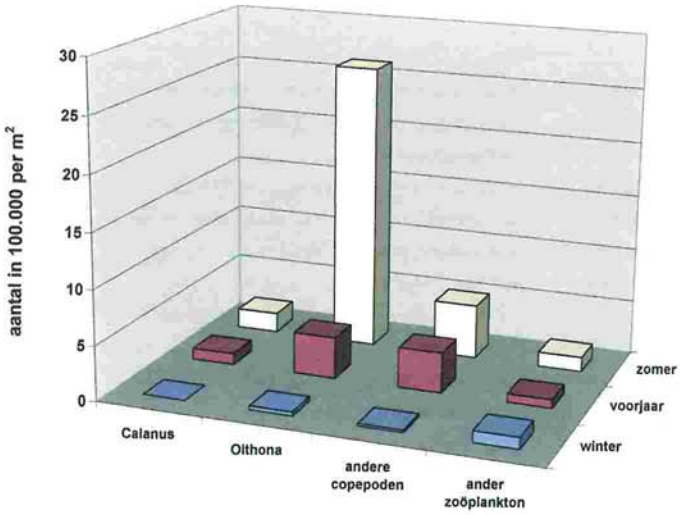
In dit deel van de Noordzee vereist de overleving van herbivoor plankton een bijzondere aanpassing. Voor het overbruggen van lange perioden met weinig voedsel van sterk wisselende samenstelling zijn er twee overlevingsstrategieën. De eerste betreft een seizoensmigratie naar dieper water met energiereserves in de vorm van vetten, die gedurende voedselrijke periodes worden opgeslagen. Het diepe koudere water bevordert een rustperiode met weinig energieverbruik en weinig sterfte door rovers. Deze strategie van verticale migratie tot een diepte van 600 meter vereist een zeker zwemvermogen en komt daarom alleen voor bij de grotere soorten.

De tweede aanpassing is het handhaven van een laag energieverbruik. Dat betekent zo weinig mogelijk zwemmen en gebruik maken van alle voedseldeeltjes die je dan nog tegenkomt. Dat kan alleen wanneer er betrekkelijk weinig zwemenergie nodig is om uitzinken te voorkomen, dus bij de kleinere soorten.

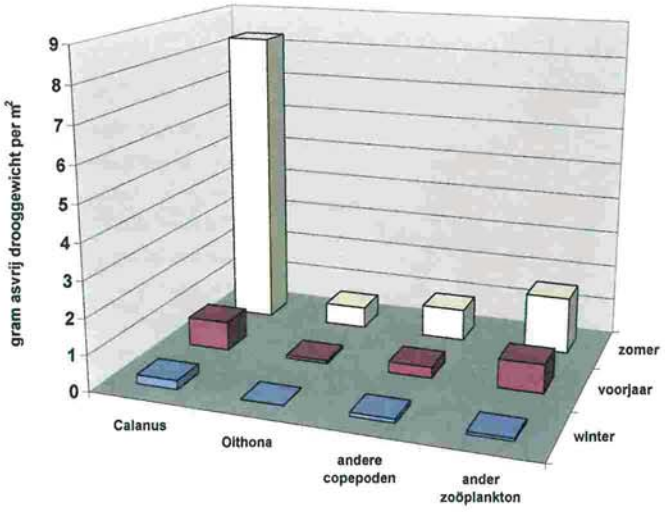
Beide aanpassingen reduceren de voedselopname voor eiproductie en groei. De populaties hebben een beperkt groeivermogen en kunnen alleen voortbestaan bij betrekkelijk lage dichtheden van natuurlijke vijanden.

Typische verticale migranten in de Noordzee zijn *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1765) (zie figuur 2 op pagina 13) en *C. helgolandicus* (Claus, 1863). Een voedselgeneralist met lage groeisnelheid is *Oithona similis* (Claus, 1863) (zie figuur 3 op pagina 13). In het zuidelijke pelagische systeem kunnen deze soorten zich in de zomer niet handhaven door de vele rovers. Hun aantal neemt ook in de gelaagde Noordzee in de loop van de zomer snel af door toenemende predatie door visscholen (bij *Calanus*) en kleine kwalletjes zoals *Aglantha digitale* (Forbes, 1848) (bij *Oithona*). Er overwinteren hier echter voldoende individuen om de voorjaarsbloei van algen te kunnen benutten, of ze worden tijdig opnieuw aangevoerd met stromingen uit de oceaan.

In het noordelijke pelagische systeem wordt het zoöplankton in biomassa gedomineerd door de grote verticale migranten. Die leven van grote algen en kunnen direct door vis worden gegeten. Dat geeft een korte, efficiënte voedselketen en een hoge visproductie. Om de ecologische betekenis van roeipootkreeftjes verder toe te lichten, beperk ik me daarom tot dit deel van de Noordzee. Daartoe zullen we



Figuur 2 Gemiddelde, over diepte geïntegreerde, dichtheid van twee dominante copepoden, overige copepoden en overig zoöplankton.



Figuur 3 Gemiddelde, over diepte geïntegreerde, biomassa van twee dominante copepoden, overige copepoden en overig zoöplankton.

eerst de aantals- en biomassaverhouding van de aanwezige zoöplanktonsoorten bekijken in verschillende seizoenen, zoals gemeten tijdens een bemonstering door het Nederlandse Instituut voor Onderzoek der Zee in november/december 1991 (winter), maart/april 1994 (voorjaar) en juli/augustus 1994 (zomer) [Fransz et al., 1998; Fransz & Gonzalez, 2001].

DOMINANTIE VAN COPEPODEN

Als gemiddelde waarde voor een stationsraai tussen Texel en de Shetlands (zie figuur 1) zijn per soortengroep de totale aantallen in de waterkolom weergegeven in figuur 2 en het drooggewicht in figuur 3 (zie hierboven). *Calanus* (vooral *C. finmarchicus*) en *Oithona* (voornamelijk *O. similis*) zijn hierbij afzonderlijk vermeld. De overige 24 getelde Copepodensoorten zijn minder dominant en daarom gebundeld, evenals de 39 taxa van het overige zoöplankton. De laatste groep bestaat in de zomer vooral uit carnivoren. De inventarisatie gaf de hoogste uitkomsten in de zomer, toen copepoden vrijwel de gehele biomassa van de herbivoren vormden. In dit seizoen, waarin ook de hoogste predatie door vis plaatsvindt, domineren *C. finmarchicus* (drooggewicht) en *O. similis* (aantal) het dierlijke plankton. De visproductie wordt feitelijk gedragen door één copepodensoort: *Calanus finmarchicus*. De biodiversiteit is in de zomer uitzonderlijk laag voor deze breedtegraad door de hoge dichtheid van *Oithona similis* (25 per liter) [Fransz & Gonzalez, 2001].

HOE BENUT *CALANUS* DE VOORJAARSBLOEI VAN DIATOMEEËN?

De centrale Noordzee wijkt in diversiteit en levenswijze van zijn zoöplanktonsoorten af van de Atlantische Oceaan in de gematigde zone [Woodd-Walker et al, 2002]. In het diepe deel van de Noordzee zijn slechts enkele dominante soorten met een goede aanpassing aan grote seizoensverschillen in de algengroei. Dat gebied komt daardoor meer overeen met de noordelijke en zuidelijke poolzee [Fransz & Gonzalez, 1997; Woodd-Walker et al, 2002]. Dit betekent dat evenals in de poolzeeën de korte diatomeeënbloei in het voorjaar van uitzonderlijk belang is voor de visproductie. Het vermogen van *C. finmarchicus* om de diatomeeënproductie grotendeels op te eten [Williams & Lindley, 1980] draagt zeer veel bij aan de visproductie. Maar hoe slaagt deze soort hierin wanneer maar een gering aantal dieren slapend op grote diepte overwintert?

De dichtheid van *C. finmarchicus* en van alle andere copepoden is laag in de winter, maar reeds aanzienlijk toegenomen aan het einde van maart (figuur 2) in alle ontwikkelingsstadia [Fransz et al, 1998]. Dat betekent dat er al een eerste nieuwe generatie (met een generatieduur van 1 á 2 maanden) door de overwinterende populaties is gevormd, voordat de diatomeeënbloei in april van start gaat. Door een combinatie van toenemende daglengte, temperatuur en voedsel worden overwinterende individuen al vanaf februari actief en produceren ze eieren. Dit begint bij *C. finmarchicus* en alle andere aanwezige soorten copepoden bij de Doggersbank en breidt zich uit naar het noorden [Fransz & Gonzalez, 2001]. Misschien houdt dit verband met vroege algenbloei in het ondiepere zuiden.

Volgens de heersende wetenschappelijke mening overwintert *C. finmarchicus* onvoldoende in de Noordzee om zich daar te handhaven. De ontwikkeling van *C. finmarchicus* zou pas beginnen vanaf april doordat overwinterde wijfjes met oppervlaktestromingen uit het gebied tussen de Faerøer en Shetlands worden aangevoerd [Heath et al, 1999]. De door ons waargenomen vroege toename van alle ontwikkelingsstadia vanuit het zuiden laat zich moeilijk rijmen met een late immigratie van wijfjes uit het noorden. De bij alle soorten gelijke populatiestructuur met voornamelijk juvenielen en subadulten in maart/april bewijst dat *C. finmarchicus* en de soorten zonder verticale migratie zich in de Noordzee op gelijke wijze handhaven. Aanvoer vanuit het zuiden en noorden door waterstroming en ook door turbulente verstrooiing kan er echter wel toe bijdragen dat er voldoende actieve copepoden zijn voor het consumeren van de diatomeeënbloei in april.

Hoe de overwintering van *C. finmarchicus* ook plaatsvindt, de koppeling met de voorjaarsdiatomeeën is afhankelijk van de vroege ontwikkeling van deze soort, de timing en intensiteit van de algenbloei in de ondiepere en diepere delen en de horizontale en verticale migratie van copepoden. Die factoren zijn elk op eigen wijze afhankelijk van de heersende temperatuur, de wind en de waterbeweging. Het zou toeval zijn als alles samenwerkt om te komen tot een goede afstemming van algen en copepoden. Die afstemming blijkt dan ook niet altijd even goed te zijn.

KLIMATOLOGISCHE AFWIJKINGEN EN TRENDS

De wintertemperatuur van het water en de heersende windrichting in de eerste vier maanden van het jaar bepalen de synchronisatie in de ontwikkeling van diatomeeën en copepoden in de Noordzee. Beide meteorologische factoren worden beïnvloed door cycli en trends van de Noord Atlantische Oscillatie index (NAO, het gemiddelde luchtdrukverschil tussen Azoren en IJsland in de winter) en door een circulatie van subpolaire watermassa's met een afwijkend lage temperatuur en zoutgehalte in de Noord-Atlantische Oceaan. Deze klimatologische factoren veroorzaken periodieke afwijkingen in het plank-

ton en de visstand met een faseduur van ongeveer tien jaar. Daarnaast zijn er langjarige effecten, die mogelijk worden veroorzaakt door variatie in zonnestraling en het broeikaseffect. De ecologische gevolgen voor het Noordzeeplankton zijn vanaf 1947 geregistreerd. Voor vis bestaan langere waarnemingsseries van visserijopbrengst met duidelijke meerjarige cycli en trends.

In de tijdserie van waarnemingen met continue planktonrecorders (CPR), geanalyseerd door het Engelse Sir Allister Hardy instituut voor oceaanonderzoek [EDWARDS et al, 2002], onderscheidt men in het noordzeeplankton twee grote afwijkende perioden gedurende de laatste veertig jaar: één in de late jaren zeventig en één in de late jaren tachtig van de vorige eeuw. In de jaren zeventig was de algenbloei in het voorjaar geringer en later dan normaal, bij overheersende oostenwinden en koude winters met weinig instromend oceaanwater. Alle diergroepen vertoonden toen een dip. In de jaren tachtig overheersten westenwinden met warme winters en veel oceanische invloed. Er waren toen hoge voorjaarsproducties van algen en toenemende aantallen in dierpopulaties. Deze uitzonderlijke perioden kunnen worden toegeschreven aan episodische extreme weersomstandigheden.

Van belang is hier, dat deze samenhangen er op duiden dat het gehele ecologische systeem, mogelijk inclusief gewervelde dieren, in belangrijke mate afhangt van de hoogte en timing van de voorjaarsproductie van algen. Die zou kunnen worden verhoogd en vervroegd door de toevoer van relatief warm en voedselrijk oceaanwater of verlaagd en vertraagd door een blokkade hiervan.

COPEPODEN EN HET KLIMAAT

Het overlevingsvermogen van *Oithona similis* is gebaseerd op het sparen van krachten en het benutten en verdragen van wisselende omstandigheden met betrekking tot voedsel en temperatuur. Deze eigenschappen hebben overal succes waar weinig rovers zijn. De soort heeft een wereldwijde verspreiding en komt tot een diepte van 200 meter in groten getale voor in alle voedselarme oceanen en zeeën. Het is ongetwijfeld het meest talrijke dier op aarde. Deze soort is ongevoelig voor klimaatsverandering. Verticale migranten als *Calanus finmarchicus* blijken echter wel gevoelig.

De strategie van *Calanus* is afhankelijk van flinke diatomeeënbloeien in gelaagd water voor een snelle vermeerdering en de opslag van energie. Ook moeten de waterstroming en de meteorologische signalen voor het beëindigen van de winterrust er toe leiden, dat de dieren in de juiste periode naar de oppervlakte terugkeren in een gebied met veel voedsel. Voor het voortbestaan van de populatie moeten zij ook in voldoende mate terugkeren naar de plaats vanwaar zij vertrokken. Omdat de stroomrichting meestal niet op alle diepten gelijk is, is succes niet altijd verzekerd. Daarom zijn *Calanus*-soorten gebonden aan een beperkt geografisch verspreidingsgebied en aangepast aan de daar voorkomende waterbeweging en voedselperioden. Klimaatsverandering beïnvloedt de waterbeweging en de periode van winterrust en kan daarmee de koppeling met het voedsel verstoren.

Van de *Calanus*-soorten in de Noordzee is *C. finmarchicus* het talrijkst. Het is een boreale soort met centra rond IJsland, Groenland en Noorwegen, die zich in het bijzonder richt op het benutten van de voorjaarsbloei in shelfzeeën. In de Noordzee wordt een maximum dichtheid in juni bereikt. Veel minder talrijk is *C. helgolandicus*, die centra heeft in de Middellandse Zee en de Atlantische wateren ten zuiden van Engeland. Deze soort kan in zijn verspreidingsgebied ook profiteren van zomerbloeien, die ontstaan door verstoring van de gelaagdheid door aflandige wind en kustfronten. In de Noordzee wordt een maximum dichtheid in november bereikt.

De CPR-gegevens vertonen vanaf 1960 een geleidelijke afname van *C. finmarchicus* en een toename van *C. helgolandicus* in de Atlantische sector, met name in de Noordzee (PLANQUE & FROMENTIN, 1996). Dat is ongunstig voor de visproductie, want *C. helgolandicus* komt te laat in het seizoen tot ontwikkeling om *C. finmarchicus* als voedsel voor noordzeevis te vervangen.

Voor de afname van *C. finmarchicus* bestaan enkele verklaringen. Sinds 1960 nam noordwestelijke wind in het voorjaar af. Een lagere aanvoer vanuit een overwinteringsgebied in het Faerøer-Shetlandkanaal zou hiervan het gevolg zijn [HEATH et al, 1999]. Het is echter ook zo, dat de CPR-gegevens in dezelfde periode een verschuiving van biogeografische grenzen aangeeft van 10° in noordelijke richting [BEAUGRAND et al, 2002]. Dit hangt samen met een temperatuurstijging op het noordelijk halfrond door een toename van zuidwestelijke winden als gevolg van een verandering van de luchtdrukverdeling boven de Noordatlantische Oceaan in de winter. Deze trend van toenemende watertemperatuur wordt in verband gebracht met het broeikaseffect. De verschuiving van biogeografische grenzen is zeer nadelig voor de boreale soorten. Ze worden uit het zuiden verdrongen maar lopen in noordelijke richting zelf vast tegen de ongunstiger lichtcondities en daardoor beperkte algenbloeien in de poolzee.

CONCLUSIE

Periodieke klimaatsverandering zal nog vele ups en downs tot gevolg hebben in de visproductie en de visserij. Ze zijn moeilijk te voorspellen omdat de NAO-trend, en mogelijk het broeikaseffect, de klimatologische processen lijken te versnellen en te versterken. Het zal ingrijpende gevolgen hebben voor de visproductie en de visserij wanneer hogere wintertemperaturen, overheersende zuidwestenwinden en verdere verschuiving van biogeografische grenzen *Calanus finmarchicus* uit de Noordzee zouden verdrijven.

George Fransz was van 1972 tot 2002 werkzaam bij het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel als onderzoeker en modelleur van dierlijke planktonpopulaties.

Literatuur

BEAUGRAND, G., P.C. REID, F. IBAÑEZ, J.A. LINDLEY & M. EDWARDS (2002), Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**(5573): 1692-1694.

DAAN, N., P.J. BROMLEY, J.R.G. HISLOP & N.A. NIELSEN (1990), Ecology of North Sea fish. *Netherlands Journal of Sea Research* **26**: 343-386.

EDWARDS, M., G. BEAUGRAND, P.C. REID, A.A. ROWDEN & M.B. JONES (2002), Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea. *Marine Ecology - Progress Series* **239**: 1-10.

FRANSZ, H.G. & S.R. GONZALEZ (1997), Latitudinal metazoan plankton zones in the Antarctic Circumpolar Current along 60 W during austral spring 1992. *Deep-Sea Research II* **44**: 395-414.

FRANSZ, H.G. & S.R. GONZALEZ (2001), Seasonal and meridional trends in zooplankton diversity of the central North Sea. *Senckenbergiana maritima* **32**: 255-261.

FRANSZ, H.G., S.R. GONZALEZ & S.F. STEENEKEN (1998), Metazoan plankton and the structure of the plankton community in the stratified North Sea. *Marine Ecology - Progress Series* **175**: 191-200.

HEATH, M.R. et al (1999), Climate fluctuations and the spring invasion of the North Sea by *Calanus finmarchicus*. *Fisheries Oceanography* **8** (Supplement 1): 163-176.

JONES, R. (1984), Some observations on energy transfer through the North Sea and Georges Bank food webs. *Rapports et procès-verbaux des réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **183**: 204-217.

PLANQUE, B. & J.M. FROMENTIN (1996), *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic.1. Spatial and temporal patterns of *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology - Progress Series* **134**: 101-109.

WILLIAMS, R. & J.A. LINDLEY (1980), Plankton of the Fladen Ground during FLEX 76 III. Vertical distribution, population dynamics and production of *Calanus finmarchicus* (Crustacea: Copepoda). *Marine Biology* **60**: 47-56.

WOODD-WALKER, R.S., P. WARD & A. CLARKE (2002), Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Marine Ecology - Progress Series* **236**: 189-203.